Vestnik zoologii, **42**(4): 347—354, 2008
И. А. Богданович

УДК 598.221.2:591.47

НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ СКЕЛЕТА НАНДУ *RHEA AMERICANA* (RHEIFORMES, RHEIDAE) В СВЕТЕ ЭВОЛЮЦИИ БЕСКИЛЕВЫХ

И. А. Богданович

*Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена НАН Украины,
ул. Б. Хмельницкого, 15, Киев, 01601 Украина
E-mail: ibogdanovich@rambler.ru*

Принято 29 мая 2008

Некоторые особенности скелета нанду *Rhea americana* (Rheiformes, Rheidae) в свете эволюции бескилевых. Богданович И. А. — В сравнительном и функциональном аспектах проанализированы некоторые морфологические особенности таза и бедра представителя бескилевых — нанду (*Rhea americana*). Определена высокая степень корреляции между шириной таза и шириной грудины у представителей 35 видов 10 отрядов килегрудых птиц. В приложении к морфологии таза нанду и наиболее близкородственным представителям группы указанная зависимость позволяет, в частности, высказаться в пользу первичности их нелетания.

Ключевые слова: полет, эволюция, бескилевые.

Some Skeletal Peculiarities of *Rhea americana* (Rheiformes, Rheidae) with Respect of Ratitae Evolution. I. A. Bogdanovich. — Some peculiarities of *Rhea americana* pelvis and femur are analyzed in comparative and functional aspects. High level of correlation between the width of the pelvis and that of the sternum is shown to occur in representatives of 35 species and 10 orders of the carinate birds. In respect to pelvis morphology of *Rhea* and close related ratitae, it allows to suppose in particular the primary character of its flightlessness.

Key words: flight, evolution, ratitae.

Введение

Эволюция и филогения палеогнат и особенно нелетающих бескилевых (Ratitae) достаточно давно является обьектом исследований. Главные вопросы — степень родства с летающими килегрудыми и первичность или вторичность нелетания. На определенном этапе итоги изысканий были подведены в виде трех гипотез (Thulborn, 1984): 1 — бескилевые — наследники килегрудых относительно давнего возраста (Beer de, 1956; Cracraft, 1974); 2 — бескилевые являются группой среднего эволюционного возраста и происходили от летающих птиц, более примитивных, чем Carinates (Tucker, 1938; McGovan, 1982); 3 — бескилевые — это древняя группа, которая произошла от примитивных нелетающих птиц (Lowe, 1928; Friant, 1968). Результаты более поздних исследований поддерживали как первую (McGowan, 1986), так и вторую (Houde, 1986) или третью (Feduccia, 1986) из приведенных гипотез. Кроме того, иммунологическое исследование привело исследователей (Stapel et al., 1984) к заключению о том, что Ratitae не предковая или производная, а сестринская группа по отношению к килегрудым, в частности куро- и гусеобразным. Подобный вывод поддерживается рядом других работ (Дзержинский, 2000; Sibley, Ahlquist, 1990; Cracraft, 2000). Возможность выведения морфологических признаков неогнат из их состояния у палеогнат (Kurochkin, 1995) свидетельствует, в частности, о происхождении силового полета после дивергенции Ratitae и Galliformes от базового ствола птиц.

Не ставя специальных задач по решению спорных вопросов филогении бескилевых, мы лишь попытались проанализировать некоторые признаки скелета одного из наиболее генерализованных (исходя из строения крыла и вторичности нелетания, Cracraft, 1974) представителей группы в аспекте обсуждаемой проблемы.

Материал и методы

Материалом исследования послужил посткраниальный скелет нанду (*Rhea americana*). В качестве сравнительного материала привлечены данные по ранее изученным летающим птицам, в частности курообразным (Богданович, 1997), как наиболее генерализованным килегрудым.

Морфометрические данные для определения коррелятивной связи между морфологическими признаками получены на скелетах птиц, отличающихся локомоторными адаптациями и систематически, из орнитологической коллекции ЗИН РАН. Для получения параметров регрессии и величины коэффициента корреляции использована программа Sigma Plot 8.0

Применена методика традиционной сравнительной морфологии, должное место которой среди других биологических дисциплин убедительно аргументировано (Gans, 1986; Duncker, 1989) на фоне общей увлеченности кладистикой – несомненно удобным, но и достаточно ограниченным (Татаринов, 1984; Gans, 1986 и др.) методом анализа морфологических данных.

Анатомические названия приведены согласно "Nomina Anatomica Avium" (1979).

Список видов из музейных фондов ЗИН РАН, использованных в работе: *Anser albifrons* (№ 3), *Anser erythropus* (№1980), *Tetraogallus caucasicus* (№ 249), *Tetraogallus himalayensis* (№ 243), *Phasianus colchicus* (№ 963), *Francolinus francolinus* (№ 1057), *Coturnix japonicus* (№ 1580), *Alectoris kakelik* (№ 932), *Perdix perdix* (№ 805), *Numida meleagris* (№ 1421), *Lagopus lagopus* (№ 23), *Lyrurus tetrix* (№ 1768), *Bonasa umbellus* (№ 2580), *Tetrao parvirostris* (№ 240), *Centrocercus urophasianus* (№ 135), *Canachites canadensis* (№ 1448), *Pedioecetes phasianellus* (№ 2577/195), *Lagopus leucurus* (№ 2581/135), *Crax nigra* (№ 425), *Ortalis vetula* (№ 451), *Crax globulosa* (№ 386), *Macrocephalon maleo* (№ 413), *Megapod.* gen. ? sp. ? (№ 1447), *Megapod.* gen. ? sp. ? (№ 2231), *Tinamus* sp. ? (№ 427), *Crex crex* (№ 1767), *Fulica atra* (№ 1464), *Columba rupestrris* (№ 260/64), *Goura victoria* (№ 2708), *Columba palumbus* (№ 1940), *Pterocles orientalis* (№ 2557), *Accipiter gentilis* (№?), *Charadrius leschenaultii* (№ 1766), *Cuculus canorus* (№ 1956), *Turdus philomachus* (№ 1656).

Результаты и обсуждение

Среди скелетных признаков аппарата наземной локомоции нанду наиболее интересным показалось строение таза. Прежде всего, обращает на себя внимание его крайне выраженная общая суженность (рис. 1). Среди изученных нами ранее птиц 34 видов 5 отрядов дорсальная ширина таза (между вертлужными впадинами) варьирует от 34,4% его длины у гуся до 98,3% у вяхиря (Богданович, 1997), тогда как у нанду она составляет 19%. При этом следует отметить совершенно специфическую его черту: подвздошные кости дорсально почти смыкаются по срединной линии позвоночника (рис. 1).

Ранее нами была отмечена значительная корреляция между относительной шириной таза и относительной шириной грудной клетки птиц (Богданович, 1993), зависящей, в первую очередь, от ширины грудины. Хорошо известно, что собственно основание грудины (corpus sterni) является у птиц первичным по отношению к килю (Fell, 1925). Наряду с отростками грудины и мембраной их соединяющей, тело грудины служит местом прикрепления грудной и надкоракоидной мышц – основных мышц, опускающих и поднимающих крыло (Сыч, 1985). Образование отростков и вырезок, затянутых соединительнотканными мембранами – экономия костной ткани (Штегман, 1958), или точнее – результат общей тенденции редукции костной ткани для облегчения скелета (Сыч, 1999). Во всяком случае, нам кажется вполне убедительным направление эволюции грудины от пластинообразной к «вырезаной» в связи с совершенствованием летных качеств. Хотя отсутствие постеролатеральных отростков грудины (равно, как и киля) у бескилевых иногда рассматривается как результат потери этих структур и определяется поэтому как продвинутое состояние, достигнутое после потери способности к полету (Cracraft, 1974). В качестве контраргумента можно привести результаты исследований морфологии вторично нелетающих представителей летающих птиц. У нелетающего пастушка Уэка (*Gallirallus australis*), например, сохраняется практически полный набор мышц плечевого пояса и крыла (McGowan, 1986). Сравнение с бескилевыми со значительно меньшим количеством мышц позволило автору высказаться в пользу происхождения

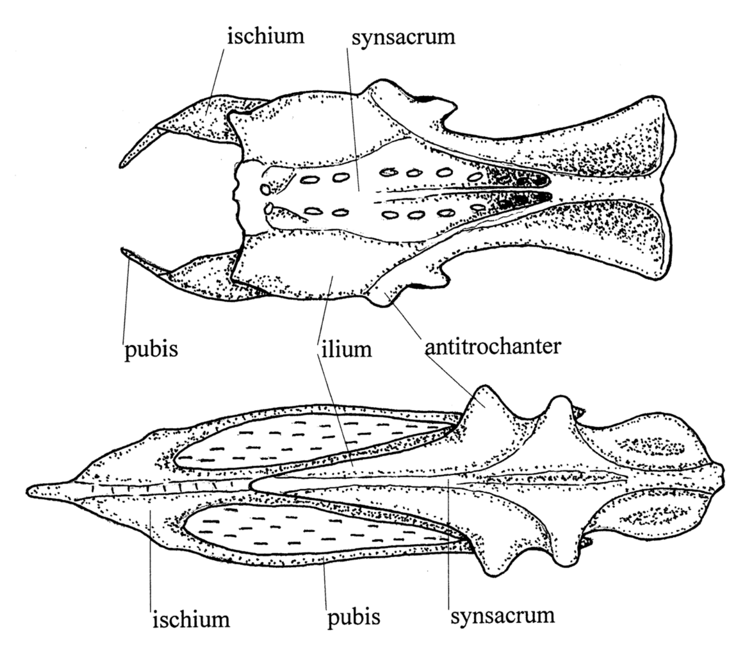


Рис. 1. Таз фазана *Phasianus colchicus* (1) и нанду *Rhea americana* (2) с дорсальной стороны.
Fig. 1. Pelves of *Phasianus colchicus* (1) and *Rhea americana* (2) in dorsal view.

последних от предков с сильно ограниченной способностью к полету. Очевидно, что отмеченный факт сохранения «летательных» черт морфологии можно отнести и к скелетным структурам.

На наш взгляд, логично предположить, что начальный этап усиления пекторальных мышц у бипедальных предков птиц был сопряжен с расширением грудины. К сожалению, остается не вполне понятным функционально-экологические резоны возможного усиления указанных мышц и грудных конечностей в целом после их освобожденя от опоры. Этот вопрос тесно связан с проблемой происхождения бипедализма, заслуживающей вполне самостоятельного рассмотрения. В данном аспекте очень интересно исследование тероподного авимима (Курзанов, 1987). Крайне выраженное сходство их грудных (возможно оперенных) конечностей с птичьим крылом предполагает совершенно определенные движения, помогающие при беге, а также вспархивание и подлетывание, подобные таковым плохо летающих куриных (Курзанов, 1987). В качестве аналогии добавим, например, способность примитивных куриных – краксов – запрыгивать с земли (с помощью крыльев) на нижние ветви деревьев (Bent, 1932). Предполагая обязательное наличие «древесного» этапа в ранней эволюции птиц (Богданович, 2000), осмелимся предположить, что именно его отсутствие в истории авимимид могло быть одним из факторов, определивших дивергенцию их предков с таковыми птиц.

Функционирование грудных конечностей авимима в упомянутых выше режимах с развитием соответствующих мышц, очевидно, не могло не отразиться в частности на расширении грудины. Ее описание, к сожалению, отсутствует, но не менее интересным в этой связи кажутся особенности строения крестца и таза авимима. Усиление крестца (в данном случае 7 сросшихся между собой позвонков) можно считать достаточно общей тенденцией, поскольку оно в разной степени характерно для бипедальных динозавров (Рождественский, 1964; Andreas, 1997 и др.), обеспечивая увеличение жесткости против изгибания. У авимима, кроме того, отмечены хорошо выраженные поперечные отростки, из

которых 4-й и 5-й особенно широкие и сросшиеся между собой почти на всем протяжении (Курзанов, 1987). Очевидно, что именно эта особенность обусловливает увеличенную среди теропод ширину таза, максимальную в области вертлужных впадин (Курзанов, 1987).

Для уточнения полученных ранее данных (Богданович, 1993) мы провели более корректное исследование коррелятивной связи – между шириной таза в области вертлужных впадин и шириной грудины в области грудных отростков (рис. 2).

Высокую степень корреляционной связи между обсуждаемыми морфологическими признаками мы попытались обьяснить следующим образом. Известно, что по линии формирования «птичьей» модели локомоторного аппарата имело место изменение ориентации бедра от близкой к вертикальной (сохраненной у бипедальных динозавров) к более горизонтальной со смещением приоритета движения конечности в пользу сгибания–разгибания в коленном суставе (Alexander, 1985; Chiappee, 1995 и др.). При этом протракция бедра у птиц сочетается с его отведением для «обхождения» грудной клетки с боков (рис. 3). На наш взгляд, расширение грудины являлось ведущим фактором расширения таза (за счет элементов синсакрума), поскольку степень отведения бедра вполне определенно ограничена строением тазобедренного сустава.

Помимо изложенной выше, необходимо сказать о возможно иной причине расширения грудной клетки птиц, связанной с ее «дыхательной» функцией, а именно: создание каркаса для крупных легочных мешков с изменяемым обьемом и системой вентиляции, обеспечивающей высокую эффективность газообмена в легких (Дзержинский, 2005). Однако формирование такой дыхательной системы нам кажется более поздним приобретением, способствующим повышению уровня возможностей уже имеющегося активного полета.

Крайне медленная оссификация грудины Ratitae, иногда неполная даже во взрослом состоянии, сближает их с рептилиями и рассматривается в качестве

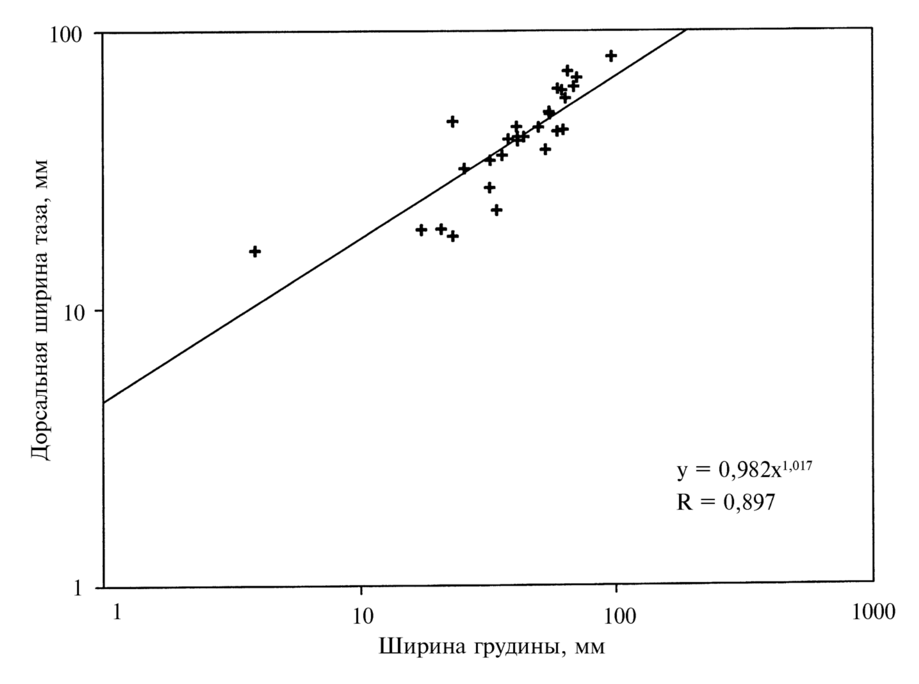


Рис. 2. Регрессия дорсальной ширины таза на ширину грудины (объяснения в тексте).
Fig. 2. Regression of dorsal width of pelvis on width of sternum (explanations in the text).

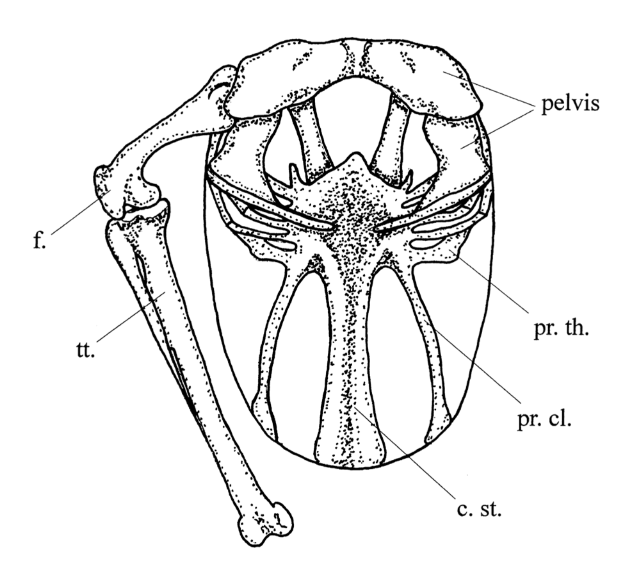


Рис. 3. Положение протрагированного бедра по отношению к грудной клетке (вид сзади): f — femur; tt — tibiotarsus; pr. th. — processus thoracicus; pr. cl. — processus caudolateralis; c. st — corpus sterni.

Fig. 3. Position of protracted femur concerning to thorax (posterior view): f — femur; tt — tibiotarsus; pr. th. — processus thoracicus; pr. cl. — processus caudolateralis; c. st — corpus sterni.

примитивного для группы признака (Elzanowski, 1989). Учитывая предполагаемые нами морфологические взаимосвязи, форму таза нанду (его крайне малую дорсальную ширину) также можно принять как примитивную. Сохранение узкого таза особенно важно по линии исключительно наземных бегающих птиц, поскольку обеспечивает сравнительно малые плечо действия и соответственно момент силы, возникающей при толчке бегущей птицы. Вероятное, скоррелированное с расширением (по той или иной причине) грудной клетки, расширение таза у летающих птиц с уменьшением его прочности «компенсировалось» развитием аппарата полета. Одно из возможных следствий такого расширения — возможность увеличения размера яиц — вполне прогрессивного признака.

При отсутствии какого-либо функционально-экологического сходства между специализированными «наземниками» — Ratitae — и не менее специализированными в отношении водной локомоции Hesperornithidae принципиальное сходство в строении их таза по обсуждаемому призаку (Marsh, 1880; Cracraft, 1982; рис. 1) вполне логично, на наш взгляд, обьяснить их филогенетической близостью. Подобное предположение было высказано М. Фюрбрингером (Furbringer, 1888) в отношении Hesperornithidae и Struthionidae, Rheidae. Именно этих представителей бескилевых и *Dromaeus* (которых обьединяет, в частности, и крайне выраженная суженность таза). А. Судиловская (1931) предположительно считает произошедшими от общего предка. Наличие сравнительно широкого таза у *Aepyornis* (Cracraft, 1974) могло бы сделать наши построения несколько сомнительными при условии доказанной монофилетичности Ratitae. Однако вопрос этот был и остается спорным как в отношении палеогнат в целом, так и бескилевых в частности (Furbringer, 1888; Kurochkin, 1995 и др.). Иммунологические доказательства монофилетичности Ratitae приведены, например, в работе С. Стейпеля с соавторами (Stapel et al., 1984), хотя материалом здесь также послужили лишь упомянутые выше представители (*Struthio, Rhea, Dromaeus*).

Наличие вполне крыловидных грудных конечностей у явно нелетавших тероподных динозавров (Курзанов, 1987; Xu et al., 1999 и др.), по крайней мере,

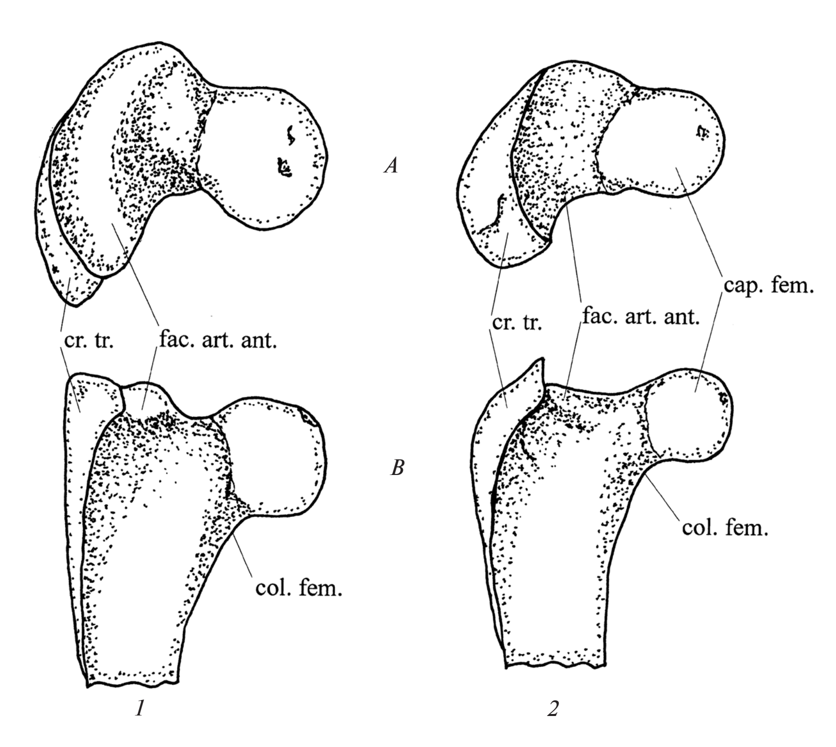


Рис. 4. Проксимальный конец бедренной кости нанду *Rhea americana* (*1*) и фазана *Phasianus colchicus* (*2*) с дорсальной (*А*) и краниальной (*Б*) стороны: cr. tr. – crista trochanteris; fac. art. ant. – facies articularis antitrochanterica; cap. fem. – caput femoris; col. fem. – collum femoris.

Fig. 4. Proximal end of femur of *Rhea americana* (*1*) and *Phasianus colchicus* (*2*) from dorsal (*А*) and cranial (*Б*) view: cr. tr. – crista trochanteris; fac. art. ant. – facies articularis antitrochanterica; cap. fem. – caput femoris; col. fem. – collum femoris.

заметно снижает ценность этого признака как доказательства вторичности нелетания у бескилевых. То же можно сказать в отношении пигостиля, описанного для *Struthio camelus* (Beer de, 1956). Отсутствует он как у предположительно вторично нелетающих гесперорнисов и большинства бескилевых, так и у некоторых летающих тинамуобразных (Bellairs, Jenkin, 1960), однако обнаружен у тероподного овираптозавра (Barsbold et al., 2000).

Не менее интересной особенностью таза нанду является удлиненность его постацетабулярного отдела, который существенно длиннее преацетабулярного (подобное состояние у африканского страуса, Cracraft, 1974) за счет седалищной кости (рис 1). Среди летающих птиц этот признак характерен для водоплавающих и формировался в соответствии с требованиями к телу, которое находится в воде (Курочкин, 1971 и др.). Тогда как для более адаптированых к наземному передвижению видов характерна примерно равная длина пре- и постацетабулярного отделов или преимущественная длина первого (Soni, Saxena, 1980; Богданович, 1997). Возможно, «неадаптивная», на первый, взгляд удлиненность постацетабулярного отдела таза у нанду взаимосвязана, в частности, с каудализацией места проксимальной фиксации заднебедренных мышц – ретракторов бедра. Не останавливаясь здесь на сравнительной миологии нанду, которая заслуживает одельной публикации, отметим только, что обе порции m. caudo-ilio-femoralis и m. cruris flexor lateralis начинаются от наиболее каудальной части седалищной кости. Удлинение их волокон предполагает сравнительно большую амплитуду и скорость сокращения и соответственно сгибательно-разгибательных движений в тазобедренном суставе. Они имели большое значение в локомоции динозавров (Chiappee, 1995; Jones et al., 2000) и сравнительно ограничены у

современных летающих птиц (Cracraft, 1971; Сыч и др., 1985), что связано с изменением ориентации бедра. К сожалению, у нас нет прямых данных об ориентации бедра у нанду. Однако о значительном размахе указанных движений может свидетельствовать величина дорсальной суставной поверхности бедра, заметно удлиненной краниокаудально в сравнении с изученными нами ранее летающими птицами (рис. 4).

Заключение

Изложенные нами соображения не предполагают каких-либо однозначных выводов относительно эволюции и филогении изученного представителя бескилевых. Однако проведенный анализ, который несколько отличается от большинства известных нам решений по этим вопросам, позволяет высказаться в пользу гипотезы о глубокой примитивности нанду и первичности его нелетания.

Богданович И. А. Коррелятивные взаимосвязи некоторых морфологических признаков аппарата наземной локомоции птиц // Вестн. зоологии. — 1993. — № 4. — С. 75—77.
Богданович И. А. Аппарат наземной локомоции тетеревиных (Tetraonidae, Galliformes) и других курообразных. Морфо-экологическая характеристика // Вестн. зоологии. — 1997. — Отд. вып. № 3. — 152 с.
Богданович И. А. Транформации стопы в ранней эволюции птиц // Вестн. зоологии. — 2000. — **34**, № 4—5. — С. 123—127.
Дзержинский Ф. Я. Монофилетична ли неогнатность у птиц? // Проблемы макроэволюции. — Москва : Наука, 2000. — С. 70.
Дзержинский Ф. Я. Сравнительная анатомия позвоночных животных. — М. : Аспект Пресс, 2005. — 304 с.
Курзанов С. М. Авимимиды и проблема происхождения птиц // Тр. Совмест. Сов.-Монгол. палеонтол. экспедиции. — 1987. — № 31. — С. 1—95.
Курочкин Е. Н. Адаптивные особенности строения и локомоция водных птиц. — Итоги науки. Зоология позвоночных 1969. — Москва : ВИНИТИ, 1971. — С. 94—135.
Рождественский А. К. Подкласс Archosauria. Земноводные, пресмыкающиеся и птицы //Основы палеонтологии / Ред. А. К. Рождественский, Л. П. Татаринов. — М. : Наука, 1964. — С. 493—497.
Судиловская А. М. Сравнительно-анатомическое изучение мускулатуры и иннервации тазовой области и задних конечностей Ratitae (Struthio, Rhea, Dromaeus). — Л. : Изд-во АН СССР, 1931. — 84 с.
Сыч В. Ф., Мороз В. Ф., Богданович И. А. Об экспериментальном изучении двуногой локомоции птиц // Вестн. зоологии. — 1985. — № 3. — С. 79—81.
Сыч В. Ф. Морфология летательного аппарата тетеревиных и фазановых птиц. — Киев : Наук. думка, 1985. — 171 с.
Сыч В. Ф. Морфология локомоторного аппарата птиц. — СПб. ; Ульяновск : Изд-во Средневолж. науч. центра, 1999. — 520 с.
Татаринов Л. П. Кладистический анализ и филогенетика // Палеонтол. журн. — 1984. — № 3. — С. 3—16.
Штегман Б. К. О некоторых особенностях строения скелета голубей и рябков // Уч. Зап. МГУ. — 1958. — Вып. 197. Орнитология. — С. 89—207.
Alexander R. McN. Mechanics of posture and gait of some large dinosaurs // Zool. J. Linn. Soc. — 1985. — N 83. — P. 1—25.
Andreas C. Flexibility of the vertebral column, construction of the pelvis, and hindlimb movements in bipedal dinosaurs // Herpetol. Abstr. 3rd World Congr. Herpetol. — Prague, 1997. — P. 41—42.
Barsbold R., Osmylska H., Watabe M. et al. A new oviraptosaur (Dinosauria, Theropoda) from Mongolia: The first dinosaur with pygostyle // Acta Paleontol. Polonica. — 2000. — **45** (2). — P. 97—106.
Beer de G. R. The evolution of ratites // Bull. Brit. Mus. Nat. Hist. — 1956. — **4**. — P. 57—70.
Bellairs A. d'A., Jenkin C. R. The sceleton of the birds // Biology and comparative physiology of birds / Eds A. J. Marshall. — New York ; London : Acad. Press, 1960. — Vol. I. — P. 241—300.
Bent A. C. Life histories of North American Gallinaceous Birds // U. S. Nat. Mus. Bull. — 1932. — N 162. — 490 p.
Chiappee L. M. The first 85 million years of avian evolution // Nature. — 1995. — **378**, N 23. — P. 349—355.
Cracraft J. The functional morphology of the hind limb of the domestic pigeon, Columba livia // Bull. Am. Mus. Nat. Hist. — 1971. — N 144. — P. 171—268.
Cracraft J. Phylogeny and evolution of the ratitae birds // Ibis. — 1974. — **116**. — P. 494—521.
Cracraft J. Phylogenetic relationships and monophyly of loons, grebes and hesperornithiform birds, with comments on the early history of birds // Syst. Zool. — 1982. — **31**. — P. 35—56.

Cracraft J. Avian evolution, Gondwana biogeography and the Cretaceous-Tertiary mass extinction event // Proc. of the Royal Soc. of London. — 2000. — B. 268. — P. 459—469.

Duncker H.-R. The significance of morphology in the biological sciences: the necess for pictorial illustrations of the complexity of morphological structures // Trends Vertebr. Morphol. : Proc. 2nd Int. Symp. Vertebr. Morphol. Vienna, 1986. — Stuttgart ; New York, 1989. — P. 619—630.

Elzanowski A. Ontogeny and evolution of the Ratites // Acta XIX Congr. Intern. Ornithol. — Ottawa : University Press, 1989. — P. 2037—2046.

Feduccia A. The scapulo-coracoid of flightless birds: a primitive avian character similar to thats of theropods // Ibis. — 1986. — **128**, N 1. — P. 128—132.

Fell H. B. The origin and developmental mechanics of the avian sternum // Phil. Trans. Roy. Soc. London. — 1925. — B229. — P. 407—464.

Friant M. Sur les ceintures des membres des Oiseaux // Acta anatomica. Stockholm. — 1968. — **69**. — P. 262—273.

Furbringer M. Untersuchungen zur Morphologie und Systematik der Vogel. — Amsterdam ; Jena, 1888. — Bd. 1/2. — 1751 S.

Gans C. Morphology, today and tomorrow // Trends. Vertebr. Morphol. : Proc. 2nd Int. Symp. Vertebr. Morphol. Vienna, 1986. — Stuttgart ; New York, 1989. — P. 631—637.

Houde P. Ostrich ancestor found in the Northen Hemisphere suggest new hypothesis of ratitae origins // Nature. — 1986. — **324**, N 6097. — P. 563—565.

Jones T. D., Farlow J. O., Ruben J. A. et al. Cursoriality in bipedal archosaurs // Nature. — 2000. — **406**, N 17. — P. 716—718.

Kurochkin E. N. Morphological differentiation of palaeognathous and neognathous birds // Courier Forschungsinstitut Senckenberg. — 1995. — **181**. — P. 79—88.

Lowe P. R. Studies and observations bearing on the phylogeny of the Ostrich and its allies // Proc. Zool. Soc. London. — 1928. — P. 185—247.

Marsh O. C. Odontornithes, a monograph of the extinct toothed birds of North America // Report of the U. S. Geol. Explor. of the Forthies Parallel. 7. — 1880. — P. 1—201.

McGowan C. The wing musculature of the Brown kiwi Apteryx australis mantelli and its bearing on ratitae affinities // Journ. of Zool., London. — 1982. — **197**. — P. 173—219.

McGowan C. The wing musculature of Weca (Gallirallus australis), a flightless rail endemic of New Zealand // J. Zool. — 1986. — A210. — P. 305—346.

Sibley C. G., Ahlquist J. E. Phylogeny and classifications of birds. — New Haven : Yale Univ. Press, 1990. — 976 p.

Soni V. C., Saxena M. Walking gait evidence in pelvic girdle of pigeon and dove // Geobios. — 1980. — **7**. — P. 269—299.

Stapel S. O., Leunissen J. A. M., Versteeg M., Wattel J., de Jong W. W. Ratites as oldest offshoot of avian stem — evidence from б-crystallin A sequences // Nature. — 1984. — **311**, N 20. — P. 257—259.

Thulborn R. A. The avian relationships of Archaeopteryx, and the origin of birds // Zool. Journ. Linn. Soc. — 1984. — **82**. — P. 119—158.

Tucker W. B. Some observations on dr Lowe's theory of the relationships of the struthiones to the dinosaurs and to other birds // Proc. of the 8th Intern. Ornithol. Congr. — Oxford, 1938. — P. 222—224.

Xu X., Wang X.-L., Wu X.-C. A dromaeosaurid dinosaur with a filamentous integument from the Yixian formation of China // Nature. — 1999. — **401**, N 675. — P. 262—266.